动 物 学 研 究 2004, Dec. 25 (6): 522-526 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

10种鸣禽鸣唱复杂性与发声核团体积的聚类分析

曾少举[1], 卢 凯[1], 华方圆[1], 赵文龙[1], 张信文[2], 左明雪[1,*]
(1. 北京师范大学 生命科学学院, 北京 100875; 2. 海南师范学院 生物系, 海南 海口 571158)

摘要: 选用捕自野外和人工繁殖的10种雄性成鸟(一年龄以上)作为实验材料。当鸟适应环境后录音,用VS-99语音工作站软件进行声谱分析。鸣唱的复杂性采用语句短语总数、短语的音节数之和、短语的音节种类数之和、每个短语中所含的平均音节数、每个短语中所含的平均音节种类数、每种鸣禽最长短语的音节数和最长短语的音节种类数7项指标表示。然后测定前脑的上纹状体腹侧尾端(HVC)、古纹状体粗核(RA)以及嗅叶的X核(Area X)3个主要鸣唱控制核团的体积。最后分别对10种鸣禽3个发声控制核团体积和鸣唱复杂性的7项指标进行聚类分析。10种鸣禽的7项指标值相差较大,即使同一科也如此。蒙古百灵的3种核团体积比值均最大,其次是金丝雀和黄喉鹀。10种鸣禽鸣唱语句复杂性的7个指标和3种核团体积聚类分析树形图显示的结果各不相同;仅RA和Area X核团体积的树形图显示蒙古百灵远离其他9种鸣禽,与现代分类学和DNA分析得到的进化树一致。

关键词: 鸣禽; 鸣唱; 发声核团体积; 声谱; 复杂性; 聚类分析
中图分类号: Q959.739 **文献标识码**: A **文章编号**: 0254-5853(2004)06-0522-05

Cluster Analysis of the Song Complexity and the Volumes of Song Control Nuclei among Ten Oscine Species

ZENG Shao-ju[1], LU Kai[1], HUA Fang-yuan[1], ZHAO Wen-long[1], ZHANG Xin-wen[2], ZUO Ming-xue[1,*]
(1. *College of Life Sciences*, *Beijing Normal University*, *Beijing* 100875, *China*;
2. *Department of Biology*, *Hainan Normal College*, *Haikou* 571158, *China*)

Abstract: The objects adopted in the present study were adult male birds from 10 oscine species obtained either from wild field or from breeding in our laboratory. When birds were acquainted with their surrounding livings, songs were recorded, and analyzed by use of VS-99 sound analyzing software. Song complexity was valued through the following seven index: total phrase (TP), syllables in all the phrases (SAP), the syllable types in all the phrases (STAP), syllables in the longest phrase (SLP), the syllable types in the longest phrase (STLP), the average number of syllable per phrase (ANSPP) and the average number of syllable types per phrase (ANSTPP). After the recordings finished, we measured the volumes of three song control nuclei: HVC (high vocal control center), RA (robust nucleaus of the archistriatum) and Area X. Then, the seven index assessing the song complexity and the volumes of HVC, RA and Area X were clustered by cluster analysis software (SPSS 10.0, significant level = 0.05). The results revealed that song complexity largely varied not only among different families but also among species in the same family. Three studied nuclei were the largest in the Mongolian lark (*Melanocorypha mongolica*), then in the Eurasian siskin (*Serinus canaria*) and yellow-throated bunting (*Emberiza elegans*). The results of cluster analysis based on the song complexity and the size of song nucleus differed from each other, and both of them were different from those of traditional classification. However, according to the cluster analysis of RA and Area X volumes, the Mongolian lark could be distinguished from the others, which was consistent with the classification based on the traditional or DNA data classification.

Key words: Songbirds; Song control nuclei; Sound spectrogram; Song complexity; Cluster analysis

---

收稿日期: 2004-05-19; 接受日期: 2004-08-30
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30370472; 30370196; 30360030; 30270449)
* 通讯作者(Corresponding author), E-mail: mxzuo@bnu.edu.cn

雀形目（Passeriformes）中的鸣禽（songbirds or oscines）约5 100种，占全部（约8 600种）鸟类的一半以上（Gao，1992；Zheng，2002）。复杂的鸣唱是鸣禽的典型特征。鸣禽鸣唱的结构和内容因种类、雌雄而异，甚至同一个体因季节而异（Brenowitz & Arnold，1986；DeVoogd et al，1993；Brenowitz et al，1995；Scott et al，1998；Airey & DeVoogd，2000）。这种差异与种间通讯联系、生殖求偶行为有关（Gahr et al，1998），同时在一定程度上反映了物种与环境因素相互作用的长期进化结果（Catchpole & Slater，1995）。

鸣禽前脑有上纹状体腹侧尾端的鸣唱最高中枢（high vocal control center，HVC）、古纹状体粗核（robust nucleaus of the archistriatum，RA）和嗅叶X区（Area X）3个控制鸣唱学习的重要神经核团。HVC是控制发声学习的最高中枢，既传出投射直接支配下一级运动中枢RA核，又接受体感觉和听觉的投射；RA是控制发声的运动核团；Area X核则与鸣禽发育期间的鸣啭学习有关（Nottebohm & Arnold，1976；Nottebohm et al，1982；Bottjer et al，1989）。3个核团相互连接形成控制鸣唱学习的中心神经环路。HVC核位于新脑皮层，进化时间较位于古纹状体的RA和嗅叶的X核相对较晚（Zeng et al，2004）。

已有的研究表明，有41种鸣禽前脑HVC的体积与鸣唱复杂性显著相关（DeVoogd et al，1993）；鸣禽控制发声的其他核团的体积大小与鸣唱语句的复杂程度也相关（Gahr et al，1998；Scott et al，1998；Airey & DeVoogd，2000）。比较鸣禽种间鸣唱行为和控制鸣唱神经核团的差异，对深入认识其神经调控机制及其进化特征具有重要意义。基于此，本研究选取5个科10种鸣禽为实验材料，试图通过其核团体积和鸣唱复杂性的聚类分析，探讨10种鸣禽的差异和联系。

1 材料和方法

1.1 实验动物和录音

选用8个科10种雄性成鸟（一年龄以上）作为实验材料，其样本数见表1。除白腰文鸟和金丝雀为人工繁殖种类外，其余捕自野外（无国家禁止捕获鸟）。野外捕获的同种鸣禽放在一起饲养于本实验室的鸟房中，每笼喂养2～3只。饲养过程中自然采光，不同鸟饲喂相应的配合饲料。当鸟适应环境，有规律鸣唱后开始录音。除白腰文鸟录音时间为2—8月、麻雀为2—10月外，其余均为3—9月。被录音的鸟单只放于一笼。为刺激被录音的鸟发出更多语句，有时在被录音的鸟旁再放一只同种鸟加以诱鸣。每周每只鸟录音一次，使用SONY TC-D5M录音机及随机携带的话筒从7：00到17：00连续自动录音。录音时话筒距笼边约10 cm。录音后，用VS-99语音工作站软件（购于北京邮电大学，采样带宽12.5 kHz，用于分析的语谱图为宽带语谱图）进行声谱分析。语谱图中最小的连续结构单元为音节（syllable），不同音节可以从语谱图上的形状、频率、声强、延续时间的长度来分辨（Catchpole & Slater，1995）。一串音节组成的固定序列（在语句中会发生重复），定义为一个短语（phase）。本实验采用7种指标分析鸣唱的复杂性：语句短语总数（numbers of total phrases，TP）、短语的音节数之和（syllables in all the phrases，SAP）、短语的音节种类数之和（syllable types in all the phrases，STAP）、每个短语中所含的平均音节数（average number of syllable per phrase，ANSPP）、每个短语中所含的平均音节种类数（average number of syllable types per phrase，ANSTPP）、每种鸣禽最长短语的音节数（number of syllables in the longest phrase，SLP）和最长短语的音节种类数（number of syllable types in the longest phrase，STLP）。最后计算出每种鸟全部个体各种指标的平均值。

1.2 前脑鸣唱核团体积的测量

录音完毕后，实验鸟用10%（0.25 mL/只）氨基甲酸乙酯麻醉，用0.9%生理盐水和含4%多聚甲醛的磷酸缓冲液经左心室灌流、固定。其脑经25%蔗糖磷酸缓冲液浸泡过夜，用冰冻切片机切制成50 μm厚的连续矢状切片，隔三片取一，焦油紫染色。用OLYMPUS BH-2显微镜投影描绘管绘出前脑HVC、RA、Area X的轮廓，再经扫描，用PHOTOSHOP软件计算出核团面积。核团面积之和与相邻切片厚度（150 μm）的乘积为核团体积。

1.3 鸣唱复杂性数据处理

采用SPSS 10.0统计软件以最小距离法为标准，对鸣唱复杂性的各个指标、4个核团体积值进行聚类分析。聚类分析采用最小聚类法，结果用树形图表示。显著性差异水平设为0.05。

2 结 果

2.1 10种鸣禽鸣唱的复杂性

10种鸣禽鸣唱复杂性的7个指标（表1）相差较大，如金丝雀的SLP为23，而黄雀的仅为1。即使同一科的不同鸣禽，其鸣唱复杂性的7个指标也相当大，如同为燕雀科的红交嘴雀、黄雀、金丝雀中，金丝雀的SAP、SLP、STLP分别是黄雀的1.73、23和15倍。

2.2 10种鸣禽的核团体积

10种鸣禽前脑HVC、RA、Area X体积见表2。在3种核团中，蒙古百灵的体积值最大，其次是金丝雀和黄喉鹀。

2.3 聚类分析结果

10种鸣禽3种核团体积的聚类分析树形图（图1：A—C）显示的结果各不相同：按HVC聚类分析，黄雀和金丝雀较为接近；按RA聚类分析，黄雀和麻雀、煤山雀较为接近；按Area X聚类分析，黄雀和麻雀等其他4种鸣禽较为接近。

10种鸣禽鸣唱语句复杂性的7个指标聚类分析树形图（图1：D—J）显示的结果也各不相同：按TP聚类分析，红嘴相思鸟、麻雀、白腰文鸟和蜡嘴，蒙古百灵、煤山雀、黄雀和红交嘴雀较为接近（图1D）；按SAP聚类分析，红嘴相思鸟和麻雀，白腰文鸟和蜡嘴较为接近（图1E）；按STAP聚类分析，红嘴相思鸟、麻雀、白腰文鸟，黄喉鹀、蒙古百灵和煤山雀，金丝雀、红交嘴雀和黄雀各自聚为一支（图1F）。按ANSPP聚类分析，煤山雀和蜡嘴较为接近，红交嘴雀、蒙古百灵和麻雀较为接近（图1G）。按ANSTPP聚类分析，黄雀和红嘴相思鸟，红交嘴雀、麻雀和黄喉鹀较为接近（图1H)。按SLP聚类分析,红交嘴雀和麻雀,金丝雀和蒙古百灵较为接近(图1I)。按STLP聚类分析,金丝雀和蒙古百灵,黄喉鹀和蜡嘴;红交嘴雀和麻雀较为

表1 10种鸣禽鸣唱复杂性的7项指标

Table 1 Seven measurements of song complexity for 10 oscine species

科名 Family	种名 Species	样本数 No. of samples	TP	SAP	STAP	ANSPP	ANSTPP	SLP	STLP
梅花雀科 Estrildidae	白腰文鸟 *Lonchura striata*	6	4	28	9	7	2.250	18	5
雀科 Passeridae	麻雀 *Passer montanus*	6	3	10	5	3.330	1.670	6	3
巫鸟科 Emberizidae	黄喉鹀 *Emberiza elegans*	5	71	230	109	3.239	1.535	7	3
燕雀科 Fringilledae	红交嘴雀 *Loxia curvirostra*	5	60	217	103	3.620	1.720	6	2
	黄雀 *Carduelis spinus*	6	87	87	87	1	1	1	1
	金丝雀 *Serinus canaria*	6	17	151	99	8.880	5.820	23	15
织雀科 Ploceidae	蜡嘴织雀 *Anomalospiza albifrons*	6	7	29	24	4.140	3.430	7	8
百灵科 Alaudidae	蒙古百灵 *Melanocorypha mongolica*	5	28	221	121	7.893	4.321	35	15
山雀科 Paridae	煤山雀 *Parus ater*	5	59	200	103	3.390	1.746	9	3
画眉科 Timaliidae	红嘴相思鸟 *Leiothrix lutea*	5	2	10	2	5	1	5	1

TP：短语总数（Numbers of total phrases）；SAP：短语的音节数之和（Syllables in all the phrases）；STAP：短语的音节种类数之和（Syllable types in all the phrases）；ANSPP：每个短语中所含的平均音节数（Average number of syllable per phrase）；ANSTPP：每个短语中所含的平均音节种类数（Average number of syllable types per phrase）；SLP：最长短语的音节数（Number of syllables in the longest phrase）；STLP：最长短语的音节种类数（Number of syllable types in the longest phrase）。

表2 10种鸣禽前脑HVC、RA和Area X核团体积值

Table 2 Volumes of forebrain nuclei HVC, RA, and Area X in 10 oscine species (mm^3)

科名 Family	种名 Species	HVC	RA	X
梅花雀科 Estrildidae	白腰文鸟 *Lonchura striata*	0.23	0.15	0.76
雀科 Passeridae	麻雀 *Passer montanus*	0.68	0.33	1.02
巫鸟科 Emberizidae	黄喉鹀 *Emberiza elegans*	1.25	0.44	1.52
燕雀科 Fringilledae	红交嘴雀 *Loxia curvirostra*	0.64	0.4	1.39
	黄雀 *Carduelis spinus*	0.97	0.48	0.94
	金丝雀 *Serinus canaria*	0.86	0.64	1.82
织雀科 Ploceidae	蜡嘴织雀 *Anomalospiza albifrons*	0.05	0.06	0.85
百灵科 Alaudidae	蒙古百灵 *Melanocorypha mongolica*	1.41	2.48	2.98
山雀科 Paridae	煤山雀 *Parus ater*	0.24	0.28	0.59
画眉科 Timaliidae	红嘴相思鸟 *Leiothrix lutea*	0.49	0.16	0.56

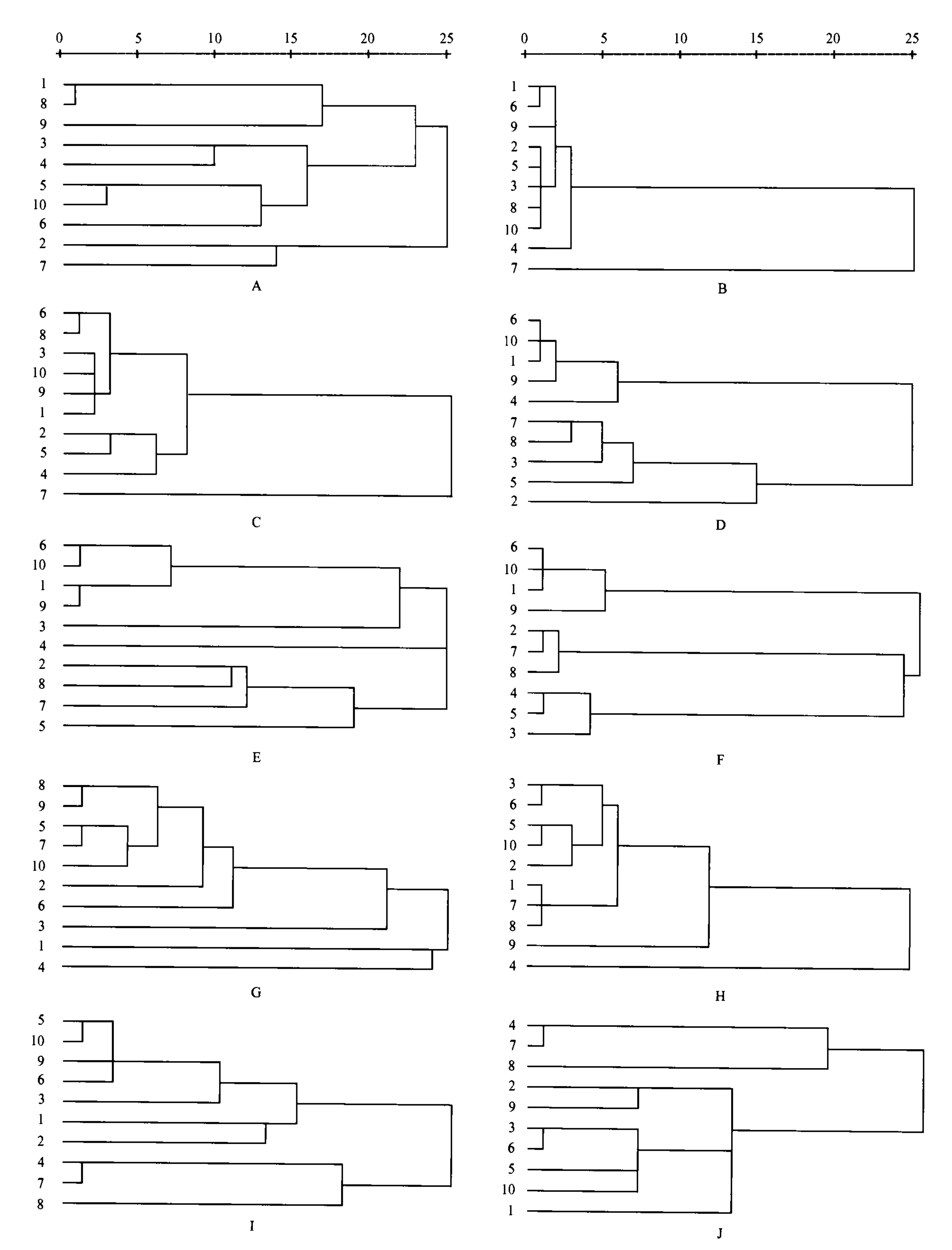


图 1　三个核团体积及鸣唱复杂性 7 项指标最小聚类法的聚类分析树形图

Fig. 1　Dendrograms of the cluster analysis by the method of nearest neibour for the volumes of three nuclei and the seven measurements of song complexity

A：HVC 核团体积（HVC volumes）；B：RA 核团体积（RA volumes）；C：Area X 核团体积（Area X volumes）；D：短语总数（Numbers of total phrases）；E：短语的音节数之和（Syllables in all the phrases）；F：短语的音节种类数之和（Syllable types in all the phrases）；G：每个短语中所含的平均音节数（Average number of syllables per phrase）；H：每个短语中所含的平均音节种类数（Average num-

ber of syllable types per phrase); I: 最长短语的音节数 (Number of syllables in the longest phrase); J: 最长短语的音节种类数 (Number of syllable types in the longest phrase)。

1: 白腰文鸟 (*Lonchura striata*); 2: 黄喉鹀 (*Emberiza elegans*); 3: 黄雀 (*Carduelis spinus*); 4: 金丝雀 (*Serinus canary*); 5: 红交嘴雀 (*Loxia curvirostra*); 6: 红嘴相思鸟 (*Leiothrix lutea*); 7: 蒙古百灵 (*Melanocorypha mongolica*); 8: 煤山雀 (*Parus ater*); 9: 蜡嘴 (*Eophona personata*); 10: 麻雀 (*Passar montanus*)。

接近 (图1J)。

3 讨 论

10种鸣禽3种核团体积的聚类分析所反映的种间关系，与传统分类学上的种间关系有很大差异，仅蒙古百灵例外。RA及Area X核团体积聚类分析的树形图显示，蒙古百灵均远离其他9种鸣禽，这与现代分类学 (Zeng, 2002) 和DNA分析得到的进化树 (Gao, 1992) 一致。这就提示，对亲缘关系较远的种类，如按RA或Area X核团体积聚类分析，有可能获得接近传统的分类结果。3个核团中RA及Area X核在发育中较HVC核保守 (Zeng et al, 2004)，其变异较小，可能可以作为亲缘关系较远的种类进行分类的辅助依据。

10种鸣禽3种核团体积和鸣唱语句复杂性的7个指标的聚类分析结果表明，所采用的7个指标中没有一个的聚类分析结果与传统的分类一致，表明按鸣唱复杂性进行聚类分析所反映的种间关系与传统分类学上所反映的种间关系差异很大，这在一定程度上说明鸣禽鸣唱行为的进化与传统分类所采用的外部形态特征的进化并不同步 (Gao, 1992)，鸟类鸣唱行为的进化可能较其外部形态特征的进化速度更快。而鸣禽脑结构进化与鸣声行为进化的相互关系，有待进一步研究。

参考文献:

Airey DC, DeVoogd TJ. 2000. Greater song complexity is associated with augmented song system anatomy in zebra finches [J]. *Neuroreport*, **11** (10): 2339-2344.

Bottjer SW, Halsema KA, Brown SA, Miesner EA. 1989. Axonal connections of a forebrain nucleus involved with vocal learning in zebra finches [J]. *J. Comp. Neurol.*, **279** (2): 312-326.

Brenowitz EA, Arnold AP. 1986. Interspecific comparisons of the size of neural song control regions and song complexity in duetting birds: Evolutionary implications [J]. *J. Neurosci.*, **6** (10): 2875-2879.

Brenowitz EA, Lent K, Kroodsma DE. 1995. Brain space for learned song in birds develops independently of song learning [J]. *J. Neurosci.*, **15** (9): 6281-6286.

Catchpole CK, Slater PJ. 1995. Bird Song [M]. Cambridge: Cambridge University Press. 69-219.

DeVoogd TJ, Krebs JR, Healy SD, Purvis A. 1993. Relations between song repertoire size and the volume of brain nuclei related to song: Comparative evolutionary analyses amongst oscine birds [J]. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, **254** (1340): 75-82.

DeVoogd TJ, Houtman AM, Falls JB. 1995. White-throated sparrow morphs that differ in song production rate also differ in the anatomy of some song-related brain areas [J]. *J. Neurobiol.*, **28** (2): 202-213.

DeVoogd TJ. 2000. Greater song complexity is associated with augmented song system anatomy in zebra finches [J]. *Neuroethology*, **11** (10) 2339-2344.

Fortune ES, Margolish D. 1995. Parallel pathways and convergence onto HVC and adjacent neostriatum of adult zebra finches (*Taeniopygia guttata*) [J]. *J. Comp. Neurol.*, **1360** (3): 413-441.

Gahr M, Sonnenschein E, Wickler W. 1998. Sex difference in the size of the neural song control regions in a dueting songbird with similar song repertoire size of males and females [J]. *J. Neurosci.*, **18** (3): 1124-1131.

Gao W. 1992. Classification of Aves [M]. Changchun: Northeast Normal University Press. 287-318. [高 玮. 1992. 鸟类分类学. 长春: 东北师范大学出版社. 287-318.]

Nottebohm F, Arnold AP. 1976. Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain [J]. *Science*, **194** (4261): 211-213.

Nottebohm F, Kelly BD, Paton JA. 1982. Connections of vocal control nuclei in the canary telencephalon [J]. *J. Comp. Neurol.*, **207** (4): 344-357.

Scott AM, Stewart HH, Gregory FB. 1998. Neural correlates of singing behavior in male zebra finches (*Taeniopygia guttata*) [J]. *J. Neurobiol.*, **36**: 421-430.

Zeng SJ, Zhang XW, Zuo MX. 2004. Immunohistochemistry and neural connections of the Ov surround in a songbird, the Bengalese finch (*Lonchura striata*) [J]. *J. Comp. Neurol.*, **470** (4): 192-209.

Zheng GM. 2002. A Cheklist on the Classification and Distribution of the Birds of the World [M]. Beijing: Sciences Press. 1-100. [郑光美. 2002. 世界鸟类分类与分布名录. 北京: 科学出版社. 1-100.]